

НАУЧНАЯ ДИСКУССИЯ

УДК 576.895.1

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ПРОБЛЕМЕ МОНОФИЛИИ НЕОДЕРМАТ (PLATYHELMINTHES)

© Т. А. Тимофеева

Представлен сценарий становления и эволюции основных групп Neodermata. Последние возникли как паразиты жабр палеозойских позвоночных еще до формирования у них челюстей. Основные апоморфные черты первых неодермат (= промоногеней): неодермис, задний прикрепительный аппарат крючкового типа и плавающая расселительная личинка. Дальнейшая эволюция неодермат связана с освоением ими разных участков тела хозяев, которые в это время бурно дивергировали, завоевывая новые экологические ниши и пищевые объекты. Освоение новых ниш на теле палеозойских позвоночных сопровождалось увеличением размеров паразитов и первичным морфологическим разнообразием, наиболее ярко проявляемом в строении органов прикрепления и половой системы. Trematoda, Cestoda и Polyopisthocotylea являются специализированными ветвями по отношению к базовому таксону — Monopisthocotylea. Polyopisthocotylea перешли к облигатному питанию кровью на жабрах палеозойских рыб. Предки Trematoda и Cestoda были обитателями стенок глотки и оттуда проникли в пищеварительный тракт хозяев. Ячеистый прикрепительный орган Aspidogastrea сформировался при обитании на толстых мышечных стенках глотки хозяев. Утрата крючьев на церкмере произошла, вероятнее всего, при включении в цикл аспидогастрид моллюсков. Вымирание многих групп хрящевых рыб и появление первых Teleostei, мелких планктоноядных рыб, привело к возникновению Digenea. Необходимость освоения новых хозяев вынудила их предков создать новую расселительную стадию — церкарию, а для восполнения потерь особей на двух расселительных фазах цикла возникло партеногенетическое размножение в моллюсках. Узкая специфичность к первому промежуточному хозяину у дигеней является следствием перенесения основного воспроизводства вида в моллюска. Отмечается параллелизм в эволюции Cestoda и Trematoda.

В настоящее время монофилия Neodermata (Platyhelminthes) уже не обсуждается: она доказана как на основе анализа морфологических признаков, включая ультратонкие (Ehlers, 1985; Rohde, 1990), так и молекулярными методами (Mollaret et al., 1997; Littlewood et al., 1999 a, b; Litvaitis, Rohde, 1999; Lockyer et al., 2003, и др.). Однако представление о том, как происходила эволюция этой группы и какие факторы ее определяли, фактически отсутствует. Существует мнение, что первичные неодерматы были эндопаразитами и имели в жизненном цикле двух хозяев, а уже от них произошли эктопаразитические моногеней, но как и почему это случилось вразумительно не объясняется (Rohde, 1997; Littlewood et al., 1999 b; Cribb et al., 2001).

В данной работе я предлагаю свой сценарий становления и дивергенции основных групп Neodermata, исходя прежде всего из экологических предпосылок их эволюции.

Становление неодермат как паразитов первых позвоночных

Становление Neodermata связано с освоением их предками, свободноживущими неофорными турбелляриями, принципиально новой среды обитания — организма первых позвоночных животных. По мнению Быховского (1957), промоногеней появились у предков рыб еще до их разделения на основные классы. Однако недавнее обнаружение у миксин рода *Eptatretus* своеобразных моногеней, относящихся к сем. Acanthocotylidae, весьма древнему и специализированному среди Monopisthocotylea (Malmberg, Fernholm, 1989), заставляет еще ниже по времени опустить планку становления паразитизма для Neodermata. Вероятнее всего, это произошло на самых ранних стадиях эволюции позвоночных задолго до развития у них челюстей и было связано напрямую с развитием жаберного аппарата и его участием в питании древнейших позвоночных (Mallatt, 1984 a, b, 1996). По мнению Малата (Mallatt, 1984 b), уже общие предки круглоротых и челюстных имели хорошо развитые жабры и существовали с конца кембрия. Это были бентосные морские животные, питавшиеся суспензией мелких органических частиц, собираемых с помощью жабр и направляемых затем в глотку и пищеварительный тракт.

По-видимому, некоторые из попадавших и застревавших на жабрах организмов сумели преодолеть защитные реакции тканей хозяина и приспособиться к существованию на жаберных лепестках этих первых позвоночных. Таким же образом освоить новую среду обитания смогли не только потомки турбеллярий, но, возможно, и некоторые ракообразные и простейшие. Ранее я писала о том, что переход к паразитизму у моногеней происходил именно в жаберной полости, а не на поверхности тела хозяев (Timofeeva, 1997). Дело в том, что в литературе по моногеней прочно утвердилась точка зрения, согласно которой первыми промоногеней были формы, жившие на поверхности тела древних рыб (Быховский, 1957; Llewellyn, 1965, 1986, и др.). В то же время Быховский (1957 : 326) указывал, что «...основным первичным местом обитания моногенетических сосальщиков бесспорно можно считать жаберную полость рыб». Жабры первых позвоночных с успехом совмещали две важные функции: дыхание и питание. Как мы хорошо знаем, именно респираторная и пищеварительная системы являются главными воротами любой инфекции, особенно если мы расширим рамки паразитизма для включения в него бактерий и вирусов. Все остальные пути заражения хозяина — вторичные: проникновение через покровы, использование промежуточных хозяев и переносчиков.

Исходя из вышесказанного, основные апоморфные черты Neodermata могли сформироваться именно на жабрах первых позвоночных. Неодермис образовался как защитный слой при непосредственном контакте покровов с тканями хозяина. А при локализации между жаберными лепестками все тело паразита контактировало с эпителием хозяина и подвергалось защитным тканевым реакциям древних позвоночных. Церкомер с крючьями идеально подходит именно для зацепления за жаберный эпителий. Вероятнее всего, свободноживущие турбеллярии, ставшие предками неодермат (о возможных связях последних с различными группами турбеллярий см.: Littlewood et al., 1999 a, b), имели покровные склериты или чешуйки, позволявшие им зацепиться за жаберный эпителий и не быть увлеченными вместе с остальной пищей далее в пищеварительный тракт хозяина. Быховский писал: «несмотря на то что хитиноидные элементы диска закладываются в паренхиме, они, несомненно, кутикулярного происхождения» (Быховский,

1957 : 357). Лайонс (Lyons, 1966), изучавшая химическую природу и эволюционное значение прикрепительных склеритов моногеней, подтверждает, что крючья (краевые и хамули) являются наиболее примитивными прикрепительными склеритами моногеней, и они первыми появляются в их онтогенезе. Соединительные пластинки, склериты клапанов и склериты псевдодиска акантокотилид и сквамодисков диплектанид появились в филогении группы значительно позднее (Lyons, 1966 : 97).

Необходимо также подчеркнуть, что округлый церкомер с расположенными по его краю 16 личиночными крючьями является прежде всего личиночным органом. Его силы достаточно для удержания личинки размером 70—300 мк. У взрослых моногеней развиваются другие органы прикрепления, но также всегда расположенные на заднем конце. В прикрепление часто вовлекаются участки тела, находящиеся непосредственно перед личиночным церкомером (*Acanthocotylidae*, многие *Mazocraeidea*, *Gyrocotylidae*). Закладка срединных крючьев (хамул) перед церкомером и лишь последующая их миграция в диск у *Dactylogyridea* также, на мой взгляд, свидетельствуют о том, что когда-то эти структуры находились перед диском.

По мнению Быховского (1957), промоногеней больше всего напоминали представителей отряда *Dactylogyridea*, несмотря на то что радиация этого отряда происходила на костистых рыбах и значительно позднее становления первых неодермат, являвшихся по существу промоногенями палеозойских позвоночных. Будучи полностью согласна с высказанным мнением, я тем не менее хочу заметить, что простота организации дактилогирид во многом объясняется их неотеническим происхождением (Тимофеева, 2004).

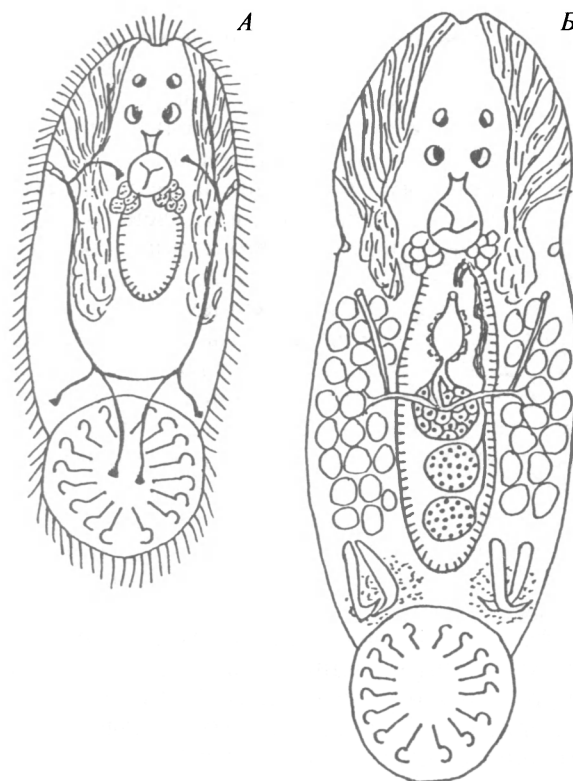
Нам кажется необходимым изложить наше представление о морфологии первых неодермат (= промоногеней), давших начало всем остальным группам паразитических платод. Это были мелкие неспециализированные формы с простым прикрепительным аппаратом в виде личиночного церкомера с 16 краевыми крючьями и лежащими впереди него двумя латеральными парами срединных крючьев (хамул), действовавших как зажимы (см. рисунок, *Б*). Прикрепление переднего конца, как у турбеллярий, происходило исключительно за счет головных желез. Железы, способствующие прикреплению, находились также и на заднем конце вблизи хамул.

Вентральный рот в передней части тела вел в обширную железистую глотку, которая могла выдвигаться из ротовой полости наружу. Имелись также хорошо развитые окологлоточные или пищеводные железы. Начальные стадии пищеварения скорее всего были внеклеточные. Мешковидный кишечник выстилала клетки одного типа, усваивающие частично переваренную пищу. Парная протонефридиальная система открывалась двумя латеральными порами в передней части тела.

Нервная система была ортогонального типа с предглоточными мозговыми ганглиями, тремя парами задних стволов и несколькими парами передних нервов, связанных немногочисленными кольцевыми комиссурами. На заднем конце тела перед прикрепительным диском продольные стволы соединялись, образуя мощный задний мозг, ведающий иннервацией заднего прикрепительного аппарата (Тимофеева, Котикова, 1995). Имелись также 2 пары рабдомерных глаз с пигментным бокалом и многочисленные, разнообразно устроенные, нервные рецепторы.

Гермафродитная половая система состояла из яичника, парных желточников, двух семенников и системы половых протоков и желез. Я не разделяю мнения Быховского (1957) о том, что исходным для моногеней является наличие одного семенника, поскольку парные семенники встречаются

у моногеней в далеко отстоящих друг от друга систематических группах, таких как Microbothriidae, Calceostomatidae, Polystomatidae и у большинства Capsalidae. У трематод и аспидогастрид также исходным является наличие двух семенников, хотя в обеих группах встречаются формы как с одним, так и со многими семенниками. Копулятивный аппарат промоногеней представлял собой полую склеропротеиновую трубку, гомолог копулятивного стилета турбеллярий. Вагинальная система носила парный характер и была связана с желточной системой. Первоначально, вероятно, копулятивная трубка прокалывала тело партнера в области расположения желточников, и уже затем возникли парные вагинальные отверстия и протоки, впадающие в желточные протоки. Связь вагинальных протоков с желточной системой характерна для всех Polyopisthocotylea и некоторых Monopisthocotylea (Capsalidae) и являются плезиоморфией для Neodermata. У промоногеней был хорошо оформленный оотип с двумя типами скорлуповых желез, отвечающих за формирование танированной скорлупки сложного яйца (Llewellyn, 1965, 1986). Имелись и простатические железы. Мужское и женское половые отверстия располагались рядом позади глотки, а вагинальные по краям тела. Смещение половых отверстий в переднюю часть тела стало следствием развития на заднем конце прикрепительных структур. Развитие промоногеней протекало во внешней среде. Из яйца вылуплялась личинка, похожая на взрослый организм, но покрытая ресничными клетками (см. рисунок, А).



Предполагаемый облик промоногеней.

А — личинка, Б — взрослая особь.

Hypothetical image of the promonogenean.

Эта расселительная личинка не питалась, но могла плавать и служила для заражения новых хозяев. Описанная нами выше промоногеней имела мелкие размеры (менее 1 мм) и обитала между жаберными лепестками.

Апоморфные черты общего предка всех неодермат: 1) неодермис, 2) крючковый прикрепительный аппарат на заднем конце тела (церкомер), 3) половые отверстия в передней части тела, 4) парная вагинальная система, 5) оотип с 2 типами желез, 6) танированная скорлупа яиц, 7) расселительная личинка, покрытая ресничными клетками.

Освоение промоногенейми различных экологических ниш на хозяине

Дальнейшая эволюция Neodermata (= промоногеней) была связана с освоением ими различных участков тела своих хозяев, которые в свою очередь в это время бурно дивергировали, осваивая новые пищевые объекты и экологические ниши. Происходит настоящая экспансия промоногеней по телу палеозойских позвоночных. И начиналась эта экспансия из жаберной полости. Как писал Б. Е. Быховский, «условия жаберной полости неоднородны, и мы видим, что есть два основных направления приспособлений к существованию в ней: первое — это выработка особенностей, позволяющих паразитировать на внутренних поверхностях полости, и второе — непосредственно на самих жабрах, главным образом на жаберных лепестках» (Быховский, 1957 : 326). Формы, приспособившиеся к обитанию на внутренних поверхностях жаберной полости, могли покидать ее и выходить как на поверхность тела, так и в глоточную полость. Жаберная полость имеет прямую связь как с поверхностью тела, так и с глоткой. Таким образом, было два основных пути миграции промоногеней с жаберных лепестков: на стенки полости и оттуда на поверхность тела и из жаберной в глоточную полость и оттуда в пищеварительный тракт. С поверхности тела различные представители древних моногеней могли попадать и заселять клоаку, носовые ямки и конечные отделы мочеполовой системы. Некоторые из видов, обитавших в глотке, стали осваивать и пищеварительный тракт. Хороший пример освоения тела хозяина дают Monocotylidae, паразиты хрящевых рыб (Тимофеева, 1985). Исходным местом обитания этих крупных моногеней были септальные каналы жабр. Представители Calicotylinae освоили поверхность тела, клоаку, яйцеводы и даже полость тела; Merizocotylinae обитают преимущественно в носовых ямках; подавляющее число Monocotylinae паразитируют между вторичными жаберными лепестками скатов, в связи с чем они сильно измельчали, и у них развились дополнительные прикрепительные структуры на дорсальной стороне диска; Dendromonocotylinae, морфологически наиболее сходные с родом *Monocotyle*, обитающие на жабрах скатов, стали обитателями поверхности тела тех же скатов.

Подобного рода заселение тела хозяев происходило и значительно позднее, когда предки современных Dactylogyridea (как говорилось выше, наиболее сходных с самыми первыми промоногенейми) осваивали костистых рыб. Представителей дактилогиридей помимо жабр, кожи и плавников можно обнаружить в носовых ямках, мочеточниках, яйцекладе, сердце, ротовой полости, пищеводе и даже в желудке и в начальной части кишечника рыб.

То, что именно специализация к месту обитания была ведущим фактором в эволюции неодермат, подтверждается филогенетическим анализом

современных полистоматид, паразитирующих у черепах (Littlewood et al., 1997). Результаты молекулярного анализа ДНК показали, что виды, паразитирующие в одном и том же органе, но у отдаленных групп хозяев, тем не менее более родственны, чем виды, обитающие в разных органах одного и того же хозяина.

Освоение различных экологических ниш на теле палеозойских рыб сопровождалось увеличением размеров тела и первичным морфологическим разнообразием, о котором так много писал Мамкаев (Mamkaev, 1985, 1986; Мамкаев, 1987). Это многообразие касалось всех систем органов, но наиболее ярко оно проявляется в строении органов прикрепления и половой системы моногеней подкласса Monopisthocotylea.

Все основные группы Neodermata, демонстрирующие монофилию, а именно: Trematoda (Aspidogastrea + Digenea), Cestoda (Gyrocotylloidea + Amphiliniidea + Eucestoda) и Polyopisthocotylea, являются специализированными ветвями эволюции по отношению к базовому таксону — Monopisthocotylea.

Эволюция полиопистхотилидных моногеней

Предки Polyopisthocotylea перешли к облигатному кровепитанию на жабрах палеозойских позвоночных. Вероятно, повреждение жаберного эпителия крупными моногенями, какими были предки этой группы, приводило часто к прямому доступу к кровеносным сосудам. Кровь оказалась энергетически более ценной пищей, и к тому же такой тип питания наносил меньший вред хозяину. Переход к кровепитанию сопровождался изменениями в пищеварительной системе полиопистхотилией. Кишечный эпителий у них представлен клетками двух типов: собственно кишечными, или гематиновыми клетками, и поддерживающим синцитием. Конечным продуктом утилизации крови является гематин, тогда как немногие питающиеся кровью моноопистхотилидные моногеней имеют один тип кишечных клеток и гематин у них никогда не образуется. Появление генито-интестинального и букко-эзофагиального каналов также, по-видимому, связано с кровепитанием. Как уже упоминалось выше, вагинальная система Polyopisthocotylea связана с желточной, копулятивный аппарат у них в виде пениса, окруженного венчиком крючьев, обычно наличие общего полового атриума, часто также вооруженного группами спикул, огромное разнообразие имеется в расположении и числе вагинальных отверстий. У этих крупных моногеней личиночное крючковое вооружение заменяется новыми органами прикрепления — клапанами или присосками. Разнообразие в строении клапанов отряда Mazoscolecidae, самого многочисленного и процветающего среди полиопистхотилией, сравнимо по значению с зубной формулой млекопитающих. Перейдя на питание кровью, Polyopisthocotylea фактически сделались пленниками жаберной полости. Исключение составляют полистоматиды, но это особый случай, так как у их хозяев жабры исчезли и им пришлось искать себе иные места обитания.

Апоморфные черты полиопистхотилией: 1) клетки кишечного эпителия 2 типов, 2) генито-интестинальный и букко-эзофагиальный каналы, 3) копулятивный аппарат в виде пениса, 4) органы прикрепления взрослых форм — клапаны или присоски.

Освоение промоногенейми пищеварительного тракта палеозойских позвоночных

Какая-то часть древних моногеней перешла с жабр к обитанию на стенках ротовой и глоточной полостей древних позвоночных очень рано. Некоторые современные моногеней также паразитируют в глотке и пищеводе костных рыб (*Nitzschia*, *Encotyllabe*, *Diplectanotrema*).

Проникновение предков трематод и цестод из ротовой полости в пищеварительный тракт имело существенную преграду в виде преодоления действия химически агрессивных кислых желудочных ферментов. Именно с последним обстоятельством я связываю возникновение промежуточных хозяев. Ведь впервые паразиты встречаются с будущими промежуточными хозяевами в пищеварительном тракте окончательных хозяев, и именно там вырабатываются механизмы распознавания и проникновения в них. Предпосылкой для этого послужила «реакция бегства» от действия желудочных ферментов в находящиеся рядом пищевые объекты, предпочтительно снабженные твердыми непережевывающимися покровами или раковиной. Таким образом, возникла возможность миновать опасный участок. Железы переднего конца личинок трематод и гирокотилид меняют свою функцию: они становятся железами проникновения, а не прикрепления, как у онкомирацидиев моногеней. Точно так же крючья церкомера у амфилинид и настоящих цестод служат для перфорации хитиновых покровов или выстилки кишечника ракообразных, а не для прикрепления, как у моногеней. Думаю, что именно поэтому они и сохранились в эволюции цестод. Тут налицо смена функций в связи с изменением образа жизни.

Хочется отметить некоторые общие черты, по-видимому характеризовавшие группу палеозойских моногеней, обитавших в ротовой и глоточной полостях древних позвоночных, давших начало как цестодам, так и трематодам. По всей видимости, эти крупные формы обладали околоротовой терминальной присоской (гомологами ее, по моему мнению, являются ацетабулум гирокотилид и апикальная присоска цестод), простым мешковидным кишечником, невооруженным копулятивным аппаратом типа цирруса, лежащего в хорошо развитой бурсе, и непарной дорсальной вагиной. Прикрепление заднего конца осуществлялось преимущественно за счет мышечных образований. Следует еще раз заметить, что это были значительно более крупные формы, чем исходные неодермат, обитавшие между жаберными лепестками.

Апоморфные черты общего предка цестод и трематод: 1) невооруженный копулятивный аппарат, лежащий в бурсе, 2) непарная дорсальная вагина.

Эволюция цестод

Точка зрения на эволюцию цестод как на группу, ведущую свое происхождение от моногенообразных предков, господствует в настоящее время среди зоологов, поэтому об этой ветви Neodermata я буду писать очень кратко.

В качестве среды обитания Cestoda освоили кишечник палеозойских позвоночных, в связи с чем они утратили собственную пищеварительную систему и стали поглощать пищевой химус хозяина всей поверхностью тела. Утрата собственной пищеварительной системы вызвала глубокие тканевые перестройки в организации цестод. Первые цестоды были крупными моно-

зоичными формами с задним прикрепительным аппаратом. Остатки этих цестод представлены в современной фауне двумя группами: гирокотилидами и амфилинидами.

Гирокотилиды обитают в спиральном клапане цельноголовых и, по-видимому, утратили промежуточного хозяина, хотя их личинки сохранили способность внедряться в слизистую кишечника хозяев и в паренхиму взрослых особей своего вида. Амфилиниды выжили в полости тела вторых промежуточных хозяев, в связи с чем у них отпала необходимость в органах прикрепления, мужское отверстие и вагинальная пора сместились на задний конец, а отверстие матки стало располагаться на переднем конце тела рядом с органом перфорации (гомолог ацетабулюма гирокотилид?). Эволюция Amphilinidae подробно освещается в статье Галкина (1999).

Эволюция полизоичных цестод происходила путем дезэмбринизации личиночной стадии и переноса развития на стадию, обитающую в промежуточного хозяине. Именно на этой стадии начинается развитие передних органов прикрепления, что освободило задний конец тела и сделало возможным возникновение стробилиции в окончательном хозяине (Гуляев, 1996 а, б). Основная радиация и расцвет Cestoda, вероятно, совпадают с расцветом девонских хрящевых рыб.

Эволюция аспидогастрид

Ключевой группой для понимания эволюции Trematoda, несомненно, являются Aspidogastrea. Это наиболее загадочная группа паразитических платод. Их ячеистый прикрепительный орган (диск Бэра) представляет собой самый специализированный и сложноустроенный прикрепительный аппарат среди неодермат. У типичных аспидогастрид (отряд Aspidogastrida) вентральный диск поделен рядом продольных (2 или 3) и поперечных мышечных перегородок на отдельные ячейки. Диск отделен от паренхимы тела особой мембраной, в которой различимы поперечные и продольные мышечные волокна. Ячейки диска лишь снаружи разделены мускульными гребнями, внутренней границы между тканями соседних ячеек не существует. Основу диска составляют мышечные волокна, проходящие в различных направлениях, между которыми лежат покровные, паренхиматозные и железистые клетки. По краю диска в толще мышечных перегородок, разделяющих периферические ячейки, находятся грушевидные маргинальные органы, открывающиеся на вентральную поверхность диска и служащие для выведения наружу секрета желез. Иннервация прикрепительного диска достаточно сложна (Тимофеева, 1971; Rohde, 1972). Основной кольцевой нерв диска проходит по его краю и связан парой мощных коннективов с вентральными стволами. Имеются также поперечные кольцевые нервы для каждого поперечного ряда ячеек и связывающая их сеть поверхностных тяжей. На поверхности диска располагается огромное число разнообразно устроенных нервных окончаний (Rohde, 1972). С наличием у аспидогастрид сложного ячеистого прикрепительного аппарата, занимающего обычно большую часть вентральной поверхности червя, связано и развитие у них своеобразной мышечной перегородки (так называемой септы или диафрагмы), располагающейся параллельно диску и делящей тело червя на спинную и брюшную части. Появление септы обусловлено тем, что вентральная стенка тела с располагающимся на ней прикрепительным аппаратом становится слишком подвижной и не может нести опорных функций, которые и

берет на себя септа. К ней крепятся внутренние органы и дорсовентральные мышцы.

Следует задать себе вопрос, когда и для чего возник такой сложный прикрепительный аппарат. И тут мы сталкиваемся с парадоксальной ситуацией. Этот сложный аппарат фактически бездействует в первых промежуточных хозяевах аспидогастрид — моллюсках (поскольку при обитании в замкнутых полостях тела паразиты не нуждаются в прикреплении) и в окончательных хозяевах — рыбах и пресноводных черепахах, в кишечнике которых обнаруживают половозрелых представителей *Aspidogastriida*. При вскрытии карповых рыб я никогда не наблюдала *Aspidogaster limacoides* плотно прикрепленным к стенкам кишечника. В то же время *A. conchicola*, извлеченные из моллюсков, плотно прикреплялись ко дну солонок, а также подвешивались диском к поверхностной пленке воды и передвигались по ней.

По моему убеждению, ячеистый прикрепительный аппарат аспидогастрид мог сформироваться в процессе адаптации первых неодермат к обитанию на толстых мышечных стенках глоточной полости палеозойских позвоночных. Наличие большого числа ячеек в сочетании со сложной иннервацией позволяло крупным паразитам не только плотно прикрепляться к субстрату, но и активно передвигаться по нему путем последовательных расслаблений и сокращений поперечных рядов ячеек (наподобие гусеницы). Этому способствовал также секрет многочисленных желез диска, выводимый через маргинальные органы. При таком способе прикрепления и передвижения передний конец паразита оставался свободным и участвовал лишь в процессе питания. Передвижение подавляющего числа монопистокотилидных моногеней требует активного участия и переднего конца.

Таким образом, предки аспидогастрид скорее всего были высокоспециализированными моногенейми, обитавшими на стенках ротовой и глоточной полостей древних позвоночных. Учитывая степень специализации прикрепительного аппарата, аспидогастриды являются очень древней группой неодермат. Однако дальнейшее освоение пищеварительного тракта и обретение в связи с этим промежуточных хозяев произошло у моногенейных предков аспидогастрид значительно позднее становления цестод. На это указывает более позднее распространение и включение в рацион палеозойских рыб двустворчатых и брюхоногих моллюсков, ставших первыми промежуточными хозяевами этой группы. Вероятно, переход на питание моллюсками части древних хрящевых рыб нарушил спокойное существование этих крупных паразитов. Твердые раковины моллюсков могли сдирать червей со стенок глотки и увлекать их в пищеварительный тракт. Приспособиться к новым обстоятельствам сумели лишь немногие паразиты, которые освоили в качестве среды обитания различные участки пищеварительного тракта хозяина, а начало своего развития перенесли в организм промежуточного хозяина — моллюска. Скорее всего именно тогда церкомер аспидогастриид утратил крючья и превратился в простую заднюю присоску. Это и были первые аспидогастриды, остатки которых мы можем видеть в лице современных *Stichocotylida*.

Представители этого отряда паразитируют в половозрелом состоянии в желчном пузыре и ректальной железе химер и в желчных протоках печени скатов. Строение их прикрепительного аппарата значительно отличается от типичного для *Aspidogastriida*. У *Multicalix elegans* он состоит как бы из двух частей: небольшого диска с одним рядом из 7—8 ячеек и следующим за ним рядом гребневидных структур, являющихся видоизмененными поперечными мышечными перегородками, несколько измененные маргиналь-

ные органы также имеются. У *Rugogaster hydrolagi* гребневидные структуры (rugi) начинаются сразу же за простой округлой присоской, а у *Stichocotyle nephropis*, имеющих длину свыше 10 см, на брюшной стороне располагается несколько десятков отдельных присосок, которые, по-видимому, также являются гомологами поперечных ячеек диска Aspidogastrida. К сожалению, развитие Stichocotylida до сих пор не известно, но большинство исследователей считает, что первыми промежуточными хозяевами для них служат моллюски. Инцистированные продвинутые стадии развития *S. nephropis* были обнаружены в стенках кишечника омаров, служащих пищей скатов, но подобная картина типична для вторых промежуточных хозяев.

Начало развития у представителей Aspidogastrida протекает только в двусторчатых и брюхоногих моллюсках. Некоторые виды могут достигать в моллюсках половой зрелости (например, *Aspidogaster conchicola*), что я рассматриваю как проявление прогенеза в отличие от своего прежнего мнения, что это первичное состояние, и моллюски являются эволюционно первыми хозяевами аспидогастрид (Тимофеева, 1975). Личинка аспидогастрид имеет хорошо развитую пищеварительную, экскреторную и нервную системы, передние железы, открывающиеся по краям ротовой воронки, и простую заднюю присоску. Отличие от онкомирацидиев моногеней состоит в заднем положении экскреторных отверстий и в отсутствии крючьев на церкере. Некоторые личинки имеют ресничные клетки, другие лишены их. Позвоночные хозяева заражаются аспидогастридами при питании моллюсками.

В отличие от дигенетических трематод аспидогастриды демонстрируют широкую специфичность к первым промежуточным хозяевам. Они имеют большое сходство с дигенейми в строении пищеварительной, экскреторной, половой и нервной систем, но обладают рядом специфических черт: ячеистым органом прикрепления, наличием мышечной септы, располагающейся параллельно диску, и своеобразным строением яйцевода.

Эволюция дигенетических трематод

Массовое вымирание в начале мезозоя хрящевых рыб и появление первых Teleostei, похожих на современных сельдеобразных, мелких и питавшихся в основном планктоном, стало причиной возникновения Digenea. Предки последних не могли освоить новых потенциальных хозяев обычным путем через пищу — моллюсков и были вынуждены создать новую расселительную стадию — церкарию. С помощью хвоста церкарии активно плавали в толще воды и поедались планктоноядными костистыми рыбами. Появление в жизненном цикле трематод церкарии напрямую связано с возникновением у дигеней партеногенетического размножения в моллюсках. Последнее было необходимо для восполнения потерь особей на двух расселительных фазах цикла. Узкая специфичность к первому промежуточному хозяину (главный аргумент в пользу первичности хозяев-моллюсков в цикле трематод) является, по моему глубокому убеждению, следствием развития и размножения партеногенетических поколений в моллюсках, играющих таким образом важнейшую роль в жизненном цикле дигенетических трематод. При этом происходит удивительное взаимодействие паразита и хозяина, вероятно, на генном уровне. Часто заражение моллюсков приводит к их полной кастрации, но жизнедеятельность моллюска сохраняется на нормальном уровне, и он фактически становится фабрикой по производству паразита, при этом нередко изменяя свое поведение опять же в пользу

последнего. Спор о том, кто первичен в жизненном цикле дигеней, позвоночный хозяин или моллюск, кажется мне совершенно бессмысленным (Cribb et al., 2001), поскольку оба хозяина в равной мере были унаследованы предками дигеней от аспидогастрид. Однако статус промежуточного хозяина-моллюска резко изменился в связи с партеногенетическим размножением в нем паразитов.

Освоение костистых рыб в качестве окончательных хозяев продигеней также сопровождалось освоением ими различных экологических ниш в теле рыбы и новым взрывом морфологического разнообразия на всех фазах жизненного цикла и разнообразием самих циклов (Галактионов, Добровольский, 1998).

Несколько слов об исходном плане строения продигеней. Я полностью солидарна с Гибсоном (Gibson, 1987), что на роль самых примитивных дигеней больше всего подходят парамфистомные трематоды. *Paramphistomata* имеют заднюю присоску и субтерминальное ротовое отверстие, находящееся на дне ротовой воронки, обильно снабженной мышечными волокнами, но не отделенной, как настоящая ротовая присоска, от окружающей паренхимы. Эти формы удивительно напоминают молодых аспидогастеров с неразвитым диском. Парамфистоматиды удовлетворяют критериям примитивности и по строению мирацидия, и по наличию в их цикле редии (Гинецинская, 1968; Галактионов, Добровольский, 1998). Кроме того, они встречаются в пищеварительном тракте представителей всех классов позвоночных, что свидетельствует об их широкой специализации, не препятствующей дальнейшей эволюции. Основные эволюционные события у дигенетических трематод, вероятно, связаны с начальными этапами эволюции костистых рыб и со специализацией к обитанию в различных органах последних.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение хочется отметить удивительный параллелизм в эволюции двух ветвей *Neodermata*, связанных с освоением пищеварительного тракта, а именно: *Cestoda* и *Trematoda*. В обеих ветвях имеются реликтовые группы: *Gyrocotyloidea* и *Stichocotylida* соответственно, которые также сохранились в «живых ископаемых» — целноголовых. Поскольку и цестоды, и трематоды приобрели промежуточных хозяев, появилась возможность прогенетического развития в них при выпадении (вымирании) окончательных хозяев. Такими прогенетическими группами являются *Amphilinidea* и *Aspidogastriida*.

Биологического прогресса добились только *Eucestoda* и *Digenea*. Эволюция этих групп связана с дезэмбрионизацией личинок и перенесением начальных этапов развития в промежуточных хозяев, что позволило сформировать новые важные структуры. Половой аппарат всех *Neodermata* фактически не претерпел сильных изменений и его результативность относительно невелика (время формирования сложного яйца в оотипе колеблется в среднем от часа до минуты). Поэтому увеличение плодовитости отдельной особи сильно ограничено. В связи с этим цестоды и трематоды, имеющие сложный цикл развития со сменой хозяев, приобрели помимо полового другие способы размножения, резко увеличивающие в итоге плодовитость вида. Это бесполое размножение путем стробиляции у цестод и партеногенез в моллюсках у дигенетических трематод.

Система промежуточных хозяев и исчезновение свободноплавающих личинок (заражение яйцами) позволили отдельным группам Eucestoda и Digenea покинуть водную среду и освоить наземных позвоночных. Представители других групп Neodermata, моногеней, гирокотилиды, амфилиниды и аспидогастриды, являются паразитами рыб или заражение ими происходит только в водной среде.

В заключение приведу один пример. У современных цельноголовых, одной из наиболее древних и примитивных групп рыб, паразитируют одновременно Gyrocotyloidea (2 рода, несколько видов), Stichocotylida (2 рода из 3, 2 вида) и Chimericolidae (2 рода, 3 вида), весьма специализированного отряда Polyopisthocotylea. Таким образом, самый примитивный и специализированный хозяин имеет и самых специализированных и древних паразитов.

Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 1—507.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. С. 1—404.
- Галкин А. К. Положение амфилинид в системе Cercomeromorphae // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 6. С. 497—509.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. С. 1—411.
- Гуляев В. Д. Становление основных признаков организации и онтогенеза ленточных червей (Cestoda). 1. Архитектоника и проморфология свободноживущей расселительной личинки (гексаканта) цестод // Зоол. журн. 1996а. Т. 75, вып. 6. С. 820—830.
- Гуляев В. Д. Становление основных признаков организации и онтогенеза ленточных червей (Cestoda). 2. Гомология церкомера цестод и возникновение интеркалярной паразитической личинки — церкоида // Зоол. журн. 1996б. Т. 75, вып. 7. С. 961—971.
- Мамкаев Ю. В. Ресничные черви и методологические принципы эволюционной морфологии // Морфология ресничных червей, погонофор и асцидий. Тр. Зоол. ин-та. 1987. Т. 167. С. 4—33.
- Тимофеева Т. А. Строение нервной системы *Aspidogaster conchicola* К. Вагн, 1827 (Trematoda, Aspidogastrea) // Паразитология. 1971. Т. 5, вып. 6. С. 519—525.
- Тимофеева Т. А. Об эволюции и филогении аспидогастрид // Паразитология. 1975. Т. 9, вып. 2. С. 105—111.
- Тимофеева Т. А. Морфоэкологические аспекты эволюции монокотилид (Monogenea, Monocotylidae) // Паразитол. сб. АН СССР. 1985. Т. 33. С. 44—76.
- Тимофеева Т. А. Возникновение и роль срединных крючьев (хамулей) у моногеней // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 4. С. 333—341.
- Тимофеева Т. А., Котикова Е. А. Особенности топографии нервной системы моногеней // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 2. С. 127—139.
- Cribb N. H., Bray R. A., Littlewood D. T. J. The nature and evolution of the association among digeneans, mollusks and fishes // Int. Journ. Parasitol. 2001. Vol. 31. P. 997—1011.
- Ehlers U. Das Phylogenetische System der Platyhelminthes. Stuttgart: Gustav Fischer, 1985. 317 p.
- Gibson D. I. Questions in digenean systematics and evolution // Parasitology. 1987. Vol. 95. P. 429—460.
- Littlewood D. T. J., Rohde K., Clough K. A. Parasite speciation within or between host species? Phylogenetic evidence from sitespecific polystome monogeneans // Int. Journ. Parasitol. 1997. Vol. 27. P. 1289—1297.
- Littlewood D. T. J., Rohde K., Clough K. A. The interrelationships of all major groups of Platyhelminthes: phylogenetic evidence from morphology and molecules // Biol. Journ. Linn. Soc. 1999 a. Vol. 66. P. 75—114.

- Littlewood D. T. J., Rohde K., Bray R. A., Herniou E. A. Phylogeny of the Platyhelminthes and the evolution of parasitism // *Biol. Journ. Linn. Soc.* 1999 b. Vol. 68. P. 257—287.
- Litvaitis M. K., Rohde K. A molecular test of platyhelminth phylogeny: inferences from partial 28S rDNA sequences // *Invertebrate Biology*. 1999. Vol. 118. P. 42—56.
- Llewellyn J. The evolution of parasitic platyhelminthes. Evolution of parasites // Third Symposium of the British Society for Parasitology. Oxford, 1965. P. 47—78.
- Llewellyn J. Phylogenetic inference from platyhelminth life cycle stages // *Int. Journ. Parasitol.* 1986. Vol. 17. P. 281—289.
- Loskyer A. E., Olson P. D., Littlewood D. T. J. Utility of complete large and small subunit rRNA genes in resolving the phylogeny of the Neodermata (Platyhelminthes): implications and a review of the cercomer theory // *Biol. Journ. Linn. Soc.* 2003. Vol. 78. P. 155—171.
- Lyons K. M. The chemical nature and evolutionary significance of monogenean attachment sclerites // *Parasitology*. 1996. Vol. 56. P. 63—100.
- Mallatt J. Feeding ecology of the earliest vertebrates // *Zool. Journ. Linn. Soc.* 1984a. Vol. 82. P. 261—272.
- Mallatt J. Early vertebrate evolution: pharyngeal structures and the origin of gnathostomes // *Journ. Zool., Lond.* 1984b. Vol. 204. P. 169—183.
- Mallatt J. Ventilation and the origin of jawed vertebrates: a new mouth // *Zool. Journ. Linn. Soc.* 1996. Vol. 117. P. 329—404.
- Malmberg G., Fernholm B. Myxinidocotyle gen. n. and Lophocotyle Braun (Platyhelminthes, Monogenea, Acanthocotylidae) with descriptions of three new species from hagfishes Chordata, Myxinidae // *Zoologica Scripta*. 1989. Vol. 18. P. 187—204.
- Mamkaev J. V. Initial morphological diversity as a criterion in deciphering turbellarian phylogeny // *Hydrobiologia*. 1986. Vol. 132. P. 31—33.
- Mamkaev J. V. The principle of morphological radiation and its significance for evolutionary morphology // In: *Evolution and Morphogenesis*. Ed. by J. Mlikovsky, V. J. A. Novak. Praha, 1985. P. 421—427.
- Mollaret I., Jamieson B. G. M., Adlard R. D. et al. Phylogenetic analysis of the Monogenea and their relationships with Digenea and Eucestoda inferred from 28S rDNA sequences // *Mol. Biochem. Parasitol.* 1997. Vol. 90. P. 433—438.
- Rohde K. The Aspidogastrea, especially Multicotyle purvisi, Dawes, 1941 // *Advanc. Parasitol.* 1972. Vol. 10. P. 77—151.
- Rohde K. Phylogeny of Platyhelminthes, with special reference to parasitic groups // *Int. Jour. Parasitol.* 1990. Vol. 20. P. 979—1007.
- Rohde K. The origins parasitism in the Platyhelminthes: a summary interpreted on the basis of recent literature // *Int. Journ. Parasitol.* 1997. Vol. 27. P. 739—746.
- Timofeeva T. A. What was the primary site of attachment of proto-monogeneans: the body surface or the gill cavity? // The 3-rd International Symposium on Monogenea, 25—30 August, 1997. Brno, Czech Republic, 1997. P. 2.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург

Поступила 12 XII 2003

ECOLOGICAL APPROACH TO THE PROBLEM OF MONOPHYLY OF NEODERMATA (PLATYHELMINTHES)

T. A. Timofeeva

Key words: Neodermata, evolution, divergence, apomorphies, location, life cycle.

SUMMARY

The ecological scenario of the evolution of main branches of Neodermata is described. The first neodermateans (= promonogeneans) were parasites of the gill lamellae of Paleozoic jawless vertebrates, which were microphagous suspension-feeding animals. The main apomorphic characters of the primary neodermateans are neodermis, cercomer (posterior hooked attachment organ) and swimming infective larva. All subsequent evolution of Neo-

dermata was related with their acquisition new niches in hosts, which were intensively diverging in that time adapting to new food types and conquering new ecological niches. The acquisition of new microhabitats was accompanied by the development of morphological diversity in Neodermata especially in a structure of attachment and genital organs. Trematoda, Cestoda and Polyopisthocotylea comprise specialized evolutionary lineages and Monopisthocotylea is a basal taxon. Polyopisthocotylea is specialized to the blood feeding on fish gills. The common ancestors of the Trematoda and Cestoda inhabited walls of gills and pharyngeal cavities, from where they penetrated the digestive tract. The aspidogastri-dean multiloculate holdfast appears to be a highly specialized attachment organ of the monogenean ancestor, which inhabited muscular pharyngeal walls of Paleozoic vertebrates. The loss of cercomer hooks probably took place when mollusk-hosts have been involved in the aspidogastri-dean life cycle. The extinction of many chondrichthiean groups and progress of small plankton fishes (Teleostei) has led to the appearance Digenea. New vertebrate hosts needed a new infestation type and the cercaria appeared. Parthenogenesis has been developed in stages living in mollusks to counterbalance the loss of individuals at two transmission stages in the digenean cycle; this was resulted in a strong specificity to mollusk-host. Evolutionary tendencies of Trematoda and Cestoda show noticeable similarities.
